Die troglobionten Tiere als Beweis für eine umweltgesteuerte Vererbung

VON HERBERT FRANZ

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 16. Juni 1994 durch das w. M. HERBERT FRANZ)

Das Mittelalter herauf bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts war von einem statischen Weltbild beherrscht. Biologen haben lange vor Vertretern anderer Zweige der Naturwissenschaften erkannt, daß sich das Leben auf der Erde aus primitiven Formen zu immer höher organisierten entwickelt hat. LAMARCK leugnete als erster Biologe die Unabänderlichkeit der Arten und erkannte ihre starke Beeinflussung durch die Umwelt. Er war mit DARWIN einer der Begründer der Evolutionslehre. Während er das treibende Element der Evolution in der Anpassung der Organismen an ihre Umwelt sah, war für DARWIN die treibende Kraft der Entwicklung die Tendenz einer den Organismen inhärente Variabilität, aus der die natürliche Selektion, der Kampf ums Dasein, die jeweils Tüchtigsten überleben ließ. Die Gesetze der Vererbung und deren Träger waren beiden noch unbekannt, sie sind erst durch die moderne Molekularbiologie erforscht worden. Im 19. Jahrhundert tobte lange der Kampf zwischen Lamarckismus und Darwinismus, bis er durch die Erkenntnis, daß im Zuge des Erbgeschehens Mutationen auftreten, zunächst für DARWIN entschieden wurde.

Erste wichtige Schritte auf dem Weg zur Aufklärung der materiellen Träger der Vererbung hat Oswald HERTWIG getan. Er hat an Seeigeleiern erstmalig die Vorgänge bei der geschlechtlichen Befruchtung studiert (1875) und die Chromosomenreduktion bei der Reifungsteilung beobachtet (1890). Dadurch wurde ihm die Bedeutung des Zellkernes als Träger der Vererbung bewußt. Es dauerte aber noch fast bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts, bis Oswald Theodor AVERY (1943) die Nukleinsäuren als Bausteine der belebten Materie erkannte und damit den Grundstein zur Molekularbiologie legte. Heute wissen wir, daß die Baupläne der Organismen durch die Biosynthesemaschinerie der Zellen riesige Kettenmoleküle, die Desoxyribonukleinsäuren (DNA), herstellen, in denen das Erbgut gespeichert ist. Den Code, in dem das geschieht, hat man zu entschlüsseln gelernt und damit die Träger der verschiedenen Erbeigenschaften zu lokalisieren vermocht. Den einzelnen DNA-Abschnitt, der für eine molekulare Funktionseinheit, ein Proteinmolekül, kodiert, nennt man Gen.

Die exakte Übersetzung der Bausteinsequenz ermöglicht es, die genetische Information zu identifizieren. Die jeweilige Informationsmenge ist nach der Informationstheorie die Zahl der binären Ja-nein-Entscheidungen, die man im Mittel braucht, um eine bestimmte Symbolfolge zweifelsfrei zu identifizieren. Aufgrund dieser Erkenntnis hat sich

die moderne Genetik entwickelt, die eine gezielte Zerlegung der DNA in Genabschnitte erlaubt, wodurch sich im Prinzip sämtliche Gensequenzen entziffern und lokalisieren lassen. Es liegt nahe, die Bestimmung der DNA-Sequenz für eine quantitative Verwandtschaftsanalyse der verschiedenen Lebewesen heranzuziehen.

Jeder Organismus ist befähigt, seinen Bauplan und damit die daran gebundene Information von Generation zu Generation weiterzugeben und so dafür zu sorgen, daß die Nachkommenschaft den Vorfahren gleicht. Die Gesamtsequenz der in einem Organismus gespeicherten Gene wird dessen Genom genannt.

Die kleinsten autonomen Einheiten, die ihren Genbestand an die Nachkommen vererben können, sind einzellige Organismen. Ein Beispiel dafür ist das Coli-Bakterium. Es vereinigt in seinem Genom einige Millionen Gene, die Genmenge des Menschen ist fast tausendmal so groß (EIGEN 1987). Aufgrund der ältesten Spuren organischer Substanz, die man gefunden hat, ist das Leben auf der Erde vor etwa 4 Milliarden Jahren entstanden. Die ersten einzelligen Lebewesen sind vor 3,5 bis 4 Milliarden Jahren nachweisbar. Die Entwicklung der Organismen verharrte für mehr als 2 Milliarden Jahre auf der Stufe der Einzeller, obwohl diese schon innerhalb von weniger als einer Milliarde Jahren voll entwickelt waren. Die gewaltige Vielfalt der gegenwärtig existierenden Lebewelt ist dagegen das Ergebnis einer Evolution, die nur etwa 900 Millionen Jahre in Anspruch genommen hat.

Der Weg aus der Sackgasse der Einzeller bedurfte zur Sicherstellung der Weitergabe eines neuen Organisationsprinzips, das einen gesetzmäßigen Austausch von Erbmasse möglich machte, der genetischen Rekombination und Transportation von Genen. Genetische Rekombination ist die Grundlage der sexuellen Vererbung. Für jeden Genaustausch ist ein Instrumentarium zum Schneiden und Verschweißen von DNA notwendig und ein Konzept, das eine Buchführung über die Erbanlagen ermöglicht. Das Produkt der Rekombination muß einen kompletten Satz und nicht irgend eine Mischung von Genen beinhalten. Transportation von Genen im Wege der sexuellen Vererbung ermöglicht die Erzeugung neuer Genome und muß daher in der Evolution der Organismen eine erhebliche Bedeutung gehabt haben.

Das Schema der genetischen Rekombination führt über die Zwischenstufe des Duplex-Doppelstranges, der Doppelhelix, von der bei der Befruchtung je ein Strang von der Sperma- und von der Eizelle miteinander vereinigt werden. Bei diesem Vorgang können Fehler auftreten, die Mutationen genannt werden. Diese treten nicht gezielt auf, sondern zufällig wie bei einem Würfelspiel. Von diesem Faktum leitet sich die heute in der Evolution vorherrschende Theorie ab, daß die Evolution zufallsbedingt sei. M. SMITH (1978) gelang es, eine „gezielte“ Mutagenese mittels chemischer Substanzen im Reagenzglas hervorzurufen und damit das Zufallsspiel der Mutationen in bestimmter Richtung zu beeinflussen. Trotzdem hat die „Würfelspieltheorie“ der Vererbung bis heute ihre vorherrschende Stellung gewahrt. Das ist um so mehr erstaunlich, als es

höchst unwahrscheinlich ist, daß sich die gesamte Phylogenese der vielzelligen Organismen in 900 Millionen Jahren durch bloßes ungezieltes Herumprobieren vollzogen habe.

Die Würfelspieltheorie erscheint noch viel unwahrscheinlicher, seitdem jüngste geologische Forschungen den Nachweis erbracht haben, daß sich die phylogenetische Entwicklung in den letzten 900 Millionen Jahren nicht ungestört vollzogen hat, sondern durch kosmische Katastrophen wiederholt radikal unterbrochen wurde. Besonders gut erforscht wurden in letzter Zeit die Auswirkungen eines Asteroidenimpaktes, der sich vor 66,7 Millionen Jahren an der Grenze der Kreide- und Tertiärepoche vollzogen hat. Dieser Impakt hatte katastrophale Auswirkungen auf die gesamte Organismenwelt. Das Aussterben der kretazischen Tierwelt ist heute an der Grenze gegen das Tertiär im Gefolge dieses Impaktes im Detail belegt. Nach den paläontologischen Befunden starben durch den Impakt und eine Folgen nicht bloß die großen Dinosaurier aus, sondern überhaupt alle Landtiere mit einem Körpergewicht von über 25 kg (A. und E. TOLLMANN 1993). Von den Meerestieren waren besonders die Flachseebewohner betroffen, so die Amoniten und die meisten Brachyopoden, aber auch ein großer Teil der Mikrofauna und Mikroflora. Innerhalb der Landflora kam es nach den durch die Katastrophe ausgelösten Bränden auf den riesigen Brandflächen zu einer explosiven Vermehrung der Farne. Durch das weitgehende Aussterben der Organismenwelt der Kreide wurde der Lebensraum für die Ausbreitung neuer Pflanzen- und Tierarten frei, nicht nur für die angiospermen Pflanzen und für die Säugetiere, sondern auch für die gesamte moderne Meso- und Mikroflora und Fauna. Die gesamte känozoische Pflanzen- und Tierwelt mit ihrer unübersehbaren Artenfülle ist in den 66,7 Millionen Jahren seit der großen Impaktkatastrophe neu entstanden, mit dem gesamten Erbgut, das aus zahlreichen Genen bestand. Die Paläontologie bezeugt auch schon für das Eozän eine sehr formenreiche neuartige Flora und Fauna.

Aus der Paläontologie ist zu entnehmen, daß der große Impakt an der Kreide-/Tertiärgrenze nicht der einzige war, der die Entwicklung des Lebens auf der Erde unterbrochen hat, sondern daß ihm allein seit dem Auftreten der vielzelligen Organismen eine ganze Reihe ähnlicher Impakte vorangegangen ist. Abrupte Unterbrechungen in der Entwicklung der Flora und Fauna sind für die Grenze zwischen Trias und Jura, Perm und Trias, Devon und Karbon, Ordovicium und Silur sowie Präkambrium und Kambrium paläontologisch bezeugt (A. PREISINGER und H. STRADNER 1986). Ein letzter, auch schon prähistorisch dokumentierter Impakt war der Sintflutimpakt (A. & E. TOLLMANN 1993), der mit 9545 ± wenigen Jahren vor der Gegenwart datiert ist. Er hatte geringere Wirkung auf die Organismen, und auf ihn wird unter anderem das Aussterben des Mammuts zurückgeführt.

Die meisten Impakte haben das Aussterben eines großen Teiles der von ihnen betroffenen Organismenwelt bewirkt und zu einem in geologisch gesehen sehr kurzen Zeiträumen erfolgten Aufblühen einer neuen Flora und Fauna geführt. Es ist ausgeschlossen, daß diese Entwicklung

durch Mutationen in einem ziellosen Würfelspiel bewirkt wurde, dazu bedurfte es vielmehr einer zielgerichteten Evolution des Lebens.

Schon EIGEN (1987) führte dazu aus: „Insofern Leben von Einzellern zum Menschen hin viele Entwicklungsstufen durchlaufen hat, müssen auch mannigfaltige Organisationsprinzipien existieren: für die Reproduktion einzelner Gene, für ihre kooperative Einordnung in einen funktionellen Verband, für geregeltes Wachstum, für den Aufbau von Zellstrukturen, für rekombinative Vererbung, für die Differenzierung der Zellen, für die Organbildung, bis hin zur Konstruktion des Organs, das Gedächtnisleistungen erbringt, selbst Informationen speichert, verarbeitet und kreiert und auf dessen Ebene ein neuer, dem Materiellen überlagerter Evolutionsprozeß abläuft." Die gesamte Entwicklung von den Einzellern mit einem Genom von einigen Millionen Genen bis zum mehr als Tausendfachen beim Menschen mit aller gleichzeitigen Spezialisierung war durch eine rein quantitative Vermehrung der Erbsubstanz nicht erreichbar, dazu bedurfte es auch einer gewaltigen qualitativen Entwicklung des Erbgutes, von der ein sehr spektakulärer Fall schon bei der Evolution der Protozoen zu den Metazoen erfolgte. Die Vorstellung, daß das alles nur von einem Würfelspiel in Verbindung mit Selektion geleistet worden sei, kann nur als absurd bezeichnet werden.

Die großen Fortschritte, die in den letzten Jahrzehnten auf dem Gebiet der Gentechnologie erzielt wurden, dürfen nicht darüber hinwegtäuschen, daß wesentliche Gebiete der Genetik zur Zeit noch völlig brach liegen. Ein Schritt zu ihrer Entwicklung ist die Erkenntnis, daß Evolution nicht ein Würfelspiel, sondern ein gezielter Vorgang ist. Einen Beitrag zu der Erkenntnis, daß dem so ist, will die vorliegende Arbeit liefern. Diese verfolgt das Ziel, die Existenz direkter Einflüsse von Umweltfaktoren auf die Veränderung der Erbmasse, unter Umständen sogar auf die Bildung neuer Gene, nachzuweisen. Ein solcher Nachweis kann am überzeugendsten an Organismen geführt werden, die sich unter dem Einfluß eines streng definierten Milieus verändern. Solche Verhältnisse liegen bei den troglobionten Tieren vor, die sich unter den streng definierten Bedingungen in scharf begrenzten Lebensräumen unter dem Ausschluß von Licht und in einem vom Freiland erheblich verschiedenen Klima entwickeln.

Die Troglobionten gehören verschiedenen miteinander nicht näher verwandten Tiergruppen an: so den Crustaceen, Myriopoden, Isopoden, Pseudoskorpionen, Collembolen, Orthopteren, Coleopteren, Dipteren und Vertebraten. Sie alle weisen übereinstimmende Veränderungen der Körpermerkmale unter dem Einfluß des Höhlenlebens auf. Die wesentlichsten von diesen sind der Verlust der Augen, des Körperpigmentes und des Transpirationsschutzes, die Verlängerung der Extremitäten und der Erwerb langer Tasthaare. Diese Veränderungen vollziehen sich nicht sprunghaft, wie das bei Mutationen der Fall sein müßte, sondern allmählich und stetig über lange Zeiträume in gleicher Richtung fortschreitend. Sie lassen sich deshalb nicht an einzelnen Individuen, sondern nur an Populationen und im Vergleich in verschiedenem Ausmaß höhlengeprägter, miteinander nahe verwandter Arten beobachten.

Ein erster, in hohem Grade durch das Höhlenleben geprägter Käfer, wurde in der Adelsberger Grotte entdeckt, wo auch der Grottenolm, *Proteus anguineus,* ein blindes und pigmentloses Amphibium, lebt. Der erste Höhlenkäfer, *Leptodirus hohenwarti* F. SCHMIDT, wurde im Jahre 1832 beschrieben. Seitdem wurden allein an Käfern weit über tausend mehr oder weniger durch das Höhlenleben geprägte Arten aus allen Kontinenten der Erde bekanntgemacht. Sie gehören verschiedenen Käferfamilien an, besonders den Carabídae, Silphídae, Staphylinidae und Curculionidae, die in analoger Anpassung, gleichsam in einem weltumspannenden Experiment, über die Höhlen aller Kontinente verbreitet sind. Sie alle haben rudimentäre Augen oder das Augenlicht gänzlich verloren, sind pigmentlos und gehen rasch zugrunde, wenn sie ans Tageslicht gebracht werden. Sie haben mehr oder weniger verlängerte Extremitäten und stark entwickelte Tastorgane. Da sie den Licht- und Transpirationsschutz eingebüßt haben, sind sie zu Gefangenen der Höhlen geworden, oft nur einer einzigen Grotte, so daß von einer Auslese der Lebenstüchtigeren im Sinne DARWINS nicht die Rede sein kann. Vielmehr ist der Verlust der Augen und des Pigmentes offenbar durch Nichtgebrauch hervorgerufen worden, der sich als Verlust der Erbanlagen in den Genen ausgewirkt hat. Der Verlust dieser Erbanlagen ist, wie der Vergleich verschiedener troglobionter Tiere, besonders deutlich von Käfern zeigt, in kleinen Schritten kontinuierlich und bei allen Troglobionten in einer ihnen allen gemeinsamen Richtung erfolgt. Es handelt sich hier somit nicht um eine zufallsgesteuerte Mutation, sondern um eine streng determinierte umweltgesteuerte Adaptation. Die moderne genetische Forschung hat es, geblendet durch die Fortschritte der Molekularbiologie, bisher versäumt, in dieser Richtung gezielte Untersuchungen anzustellen.

Eine monographische Darstellung der Morphologie und Taxonomie aller Höhlentiere oder auch nur aller Höhlenkäfer würde ein mehrere Bände umfassendes Werk ergeben, in dem die in zahllosen taxonomischen Publikationen verstreuten Diagnosen der einzelnen Spezies wiederholt werden müßten. Deshalb ist eine der Zielsetzung dieser Arbeit konforme Auswahl erforderlich. Wir beschränken uns deshalb auf die troglobionten Laufkäfer (Carabidae) aus der Tribus *Trechini,* einer Gruppe, die zahlreiche sowohl im Freiland als auch subterran und in Höhlen lebende Arten umfaßt. Auch sie sind noch so formenreich, daß im Rahmen dieser Studie nur eine kleine Auswahl von Spezies behandelt werden kann. Um den Umfang dieser schon sehr eng begrenzten Gruppe zu veranschaulichen, sei angeführt, daß in der Monographie der Trechinae von R. JEANNEL (1928) aus allen Erdteilen 238 höhlenbewohnende Arten beschrieben und abgebildet sind, die geographischen Rassen nicht mitgerechnet. Seit dem Erscheinen dieser Monographie sind zahlreiche weitere troglobionte Trechinae beschrieben worden, so daß zur Zeit mehr als 300 höhlenbewohnende Trechinae bekannt sein dürften. Die Zahl der gesamten Höhlenkäfer aus allen taxonomischen Gruppen dürfte nach

grober Schätzung an die Zahl 1000 heranreichen. Dazu kommen die zahlreichen troglobionten Vertreter aus den verschiedenen anderen Tiergruppen, die alle ähnliche Veränderungen durch das Höhlenleben aufweisen, so daß ein riesiges Beweismaterial für die Vererbung durch das Höhlenleben induzierter Eigenschaften vorliegt. Es bleibe nicht unerwähnt, daß darüber hinaus die schon LAMARCK bekannte eindrucksvolle Anpassung der Tiere und Pflanzen an ihre Umwelt dafür Zeugnis ablegt, daß die umweltinduzierte Vererbung eine im Organismenbereich allgemein verbreitete Erscheinung ist. Da die Beeinflussung der Vererbung durch „natürliche Zuchtwahl" in vielen Fällen nicht so eindeutig auszuschließen ist, wie bei den Troglobionten – man denke etwa an Mimikri –, sind diese Beispiele aber weniger überzeugend.

Ich kehre nun zu den Trechinae zurück, um an ihnen unter Heranziehung besonders beeindruckender Beispiele umwelterworbene Eigenschaften darzustellen. Bevor wir das tun, ist es aber notwendig auf die Frage einzugehen, in welchen Zeiträumen die Anpassung an die Höhlenräume stattfindet.

HOLDHAUS (1932, 1954) hat gezeigt, daß in den eiszeitlich intensiv vergletscherten Gebieten Europas, abgesehen von einigen migratorischen und meist synanthropen Arten, Blindkäfer vollständig fehlen. In einer Verbreitungskarte konnte er zeigen, daß die Nordgrenze der Blindkäferverbreitung mit der Südgrenze der intensiven eiszeitlichen Vergletscherung zusammenfällt, was sich dadurch erklärt, daß die eiszeitliche Vergletscherung die Blindkäferfauna vernichtet hat und daß die Blindkäfer nach dem Abschmelzen der Gletscher nicht wieder in die eisfrei gewordenen Gebiete zurückgewandert sind. Die Blindkäferfauna Europas besitzt daher eine Reliktverbreitung, die vor dem Pleistozän entstanden ist. Dies erklärt den hohen Grad der Anpassung der im südlichen Europa lebenden Troglogionten an ihren Lebensraum. Einige extrem angepaßte Höhlenkäfer finden sich aber doch auch in großen Höhlensystemen der Nordostalpen und des Schweizer Jura. Sie gehören zu den höchstangepaßten Höhlentieren, die wir kennen und müssen daher lange in den Höhlen, wo wir sie jetzt finden, gelebt haben. Das heißt, daß es ihnen möglich war, unter einer mächtigen Gletscherdecke die pleistozänen Vereisungsperioden zu überdauern. Diese extremen Reliktarten gehören den *Trechini*-Genera *Trichaphaenops* und *Arctaphaenops* an, von denen das erstgenannte auch in den Pyrenäen vertreten ist. In Abb. 1 ist *Arctaphaenops angulipennis* MEIXNER aus den Dachsteinhöhlen in den oberösterreichischen Kalkalpen als Beispiel eines durch das Höhlenleben während eines langen Zeitraumes extrem veränderten Tieres dargestellt. Bei ihm ist der Körper extrem langgestreckt, die Extremitäten sind sehr lang und schlank, und es ist eine sehr große Zahl extrem langer Tastborsten vorhanden. Nach der jüngst erschienenen Monographie der Gattung *Arctaphaenops* (H. DAFFNER 1993) umfaßt diese drei Arten und eine geographische Rasse: *A. angulipennis* MEIXNER, f. typ., *A. angulipennis styriacus* WINKLER, *A. gaisbergensis* FISCHHUBER und *A. muellneri* SCHMID. Diese Formen sind miteinander sehr nahe verwandt und bewoh-

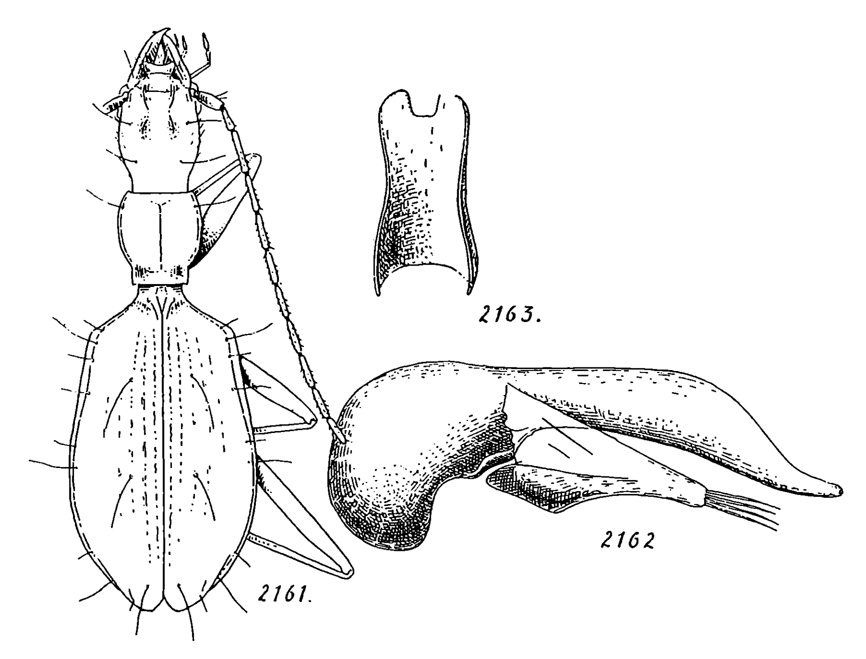


Abb. 1: *Trichaphenops (Arctaphaenops) angulipennis* MEIXNER, Höhlen des Dachstein. – Fig. 2161. Männchen, × 18. – Fig. 2162. Penis, × 70. – Fig. 2163. Kopulationsstück (Piece copulatrice) in Dorsalansicht, × 70 (aus JEANNEL, 1928).

nen Großhöhlen im Höllengebirge, Dachsteinmassiv, Grimming und Toten Gebirge, in den Gesäusealpen sowie in den Voralpen des östlichen Oberösterreich und westlichen Niederösterreich ostwärts bis zum Ötscher.

Durch noch längere Extremitäten und Tastborsten ist *Aphaenops (s. str.) leschenaulti* BONV. (Abb. 2) aus den Hautes Pyrénées ausgezeichnet. Auch dieser Vertreter der *Trechini* gehört zu denjenigen Höhlentieren, die offenbar durch ein sehr lang andauerndes Leben in Räumen tief unter der Erdoberfläche extrem geprägt worden sind. Schon etwas geringer ist die Veränderung durch die cavernicole Lebensweise bei *Typhlotrechus bilimecki* STURM (Abb. 3). Der Körper ist auch bei diesem noch deutlich gestreckt, die Extremitäten sind verlängert, die Augen vollständig atrophiert, Pigment fehlt vollständig. Arten dieses Typus sind in Höhlen des südöstlichen Europa zahlreich vertreten. *Duvalius brujasi* DUV. (Abb. 4) ist in der Körperform dem vorigen ähnlich, besitzt aber noch rudimentäre, funktionslose Augen, die ganz flach und pigmentlos sind. Dies ist ein besonders eindrucksvolles Beispiel dafür, daß der Verlust der Augen im Gefolge des Höhlenlebens in kleinen Schritten progressiv vor sich geht und sicher nicht durch zufällige Mutation hervorgerufen worden ist.

Denselben Beweis liefern cavernicole *Trechus*-Arten, die in jungen Lavahöhlen leben, noch kleine Augen besitzen, pigmentlos sind, aber in

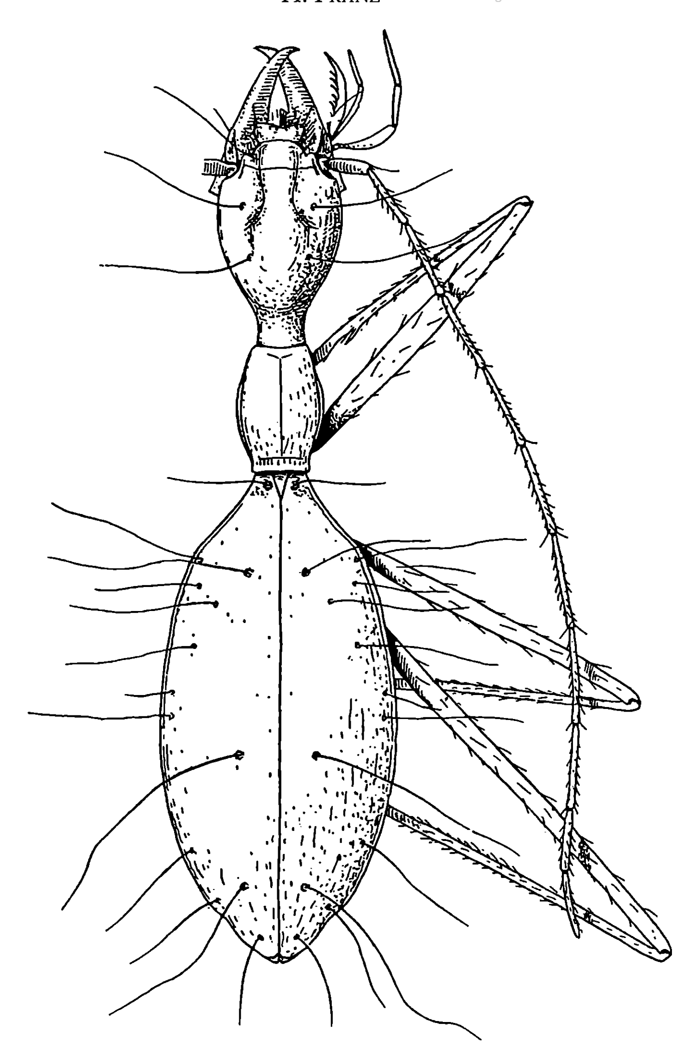


Abb. 2: *Aphaenops (s.str.) leschenaulti* BONV., grotte de Castel-Mouly × 18 (aus JEANNEL, 1928).

der Körperform oberirdisch lebenden Arten weitgehend gleichen. Bei ihnen steht die Prägung durch das Höhlenleben noch in einem frühen Stadium. Als Beispiel führe ich *Trechus minioculatus* MACHADO (Abb. 5) an, der schon vollkommen pigmentlos ist, aber kleine, pigmentierte Augen besitzt. Er lebt in Lavahöhlen der Kanareninsel El Hierro, deren älteste Gesteine mittels der K/A-Methode auf 2½ Millionen Jahre datiert sind. Die meisten Gesteine der Insel, auch die in den Höhlen, in denen *Trechus minioculatus* lebt, sind aber wesentlich jünger. Um den Grad der

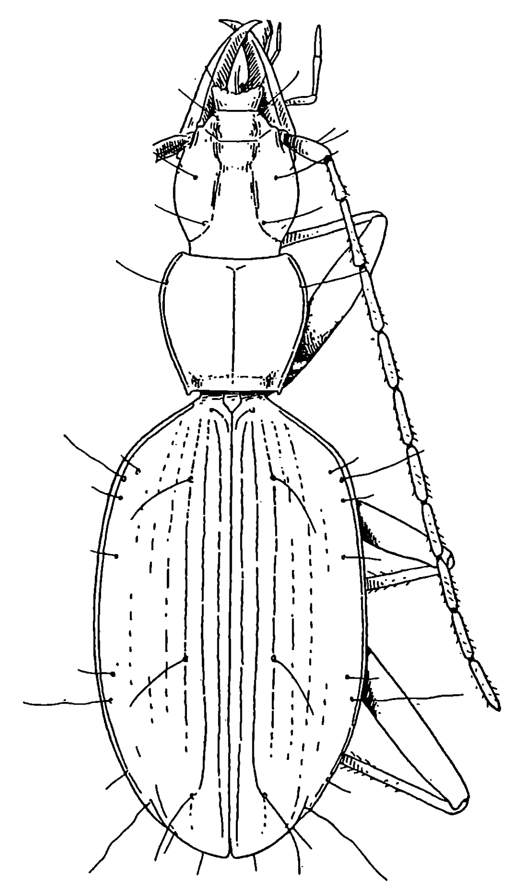


Abb. 3: *Typhlotrechus bilimeki* Sturm, forma typ., Höhle Ledenica, × 18 (JEANNEL, 1928).

Beeinflussung des *Trechus minioculatus* durch das Höhlenleben zu veranschaulichen, sind in Abbildung 6 drei *Trechus*-Arten abgebildet, die oberirdisch in der Laubstreu der Lorbeerwälder Tenerifes leben. Es sind dies die Arten *Trechus felix* Wollaston, *T. antonii* JEANNEL und *T. tenoensis* ISR. & PALM. Diese Arten besitzen normal lange Extremitäten, ein dunkel rotbraunes Pigment und normal entwickelte Augen.

Im Zusammenhang mit der vorliegenden Studie war es von besonderem Interesse, erste Stadien der Prägung von Tieren durch das Leben in Höhlen zu studieren. Dafür bietet die Azoreninsel Pico ausgezeichnete Möglichkeiten. Sie ist eine der jüngsten der Azorenarchipels. Ältere K/A-Datierungen (G. FERAUD, Ishiro KNEOKA und J. ALLEGRE (1980) ergaben für Arrife Top 37 Millionen Jahre und für Terra Alta nahe dem Ostende der Insel 25 Millionen Jahre.

Abb. 4: *Duvalius (s. str.) brujasi* DEVILLE, Baume Granet. – Fig. 2123. Männchen, × 18. Fig. 2124. Seitenansicht des Kopfes. – Fig. 2125. Penis, × 70. – Fig. 2126. Kopulatiosmstück (Piece copulatrice) im Profil, × 140 (aus JEANNEL, 1928).

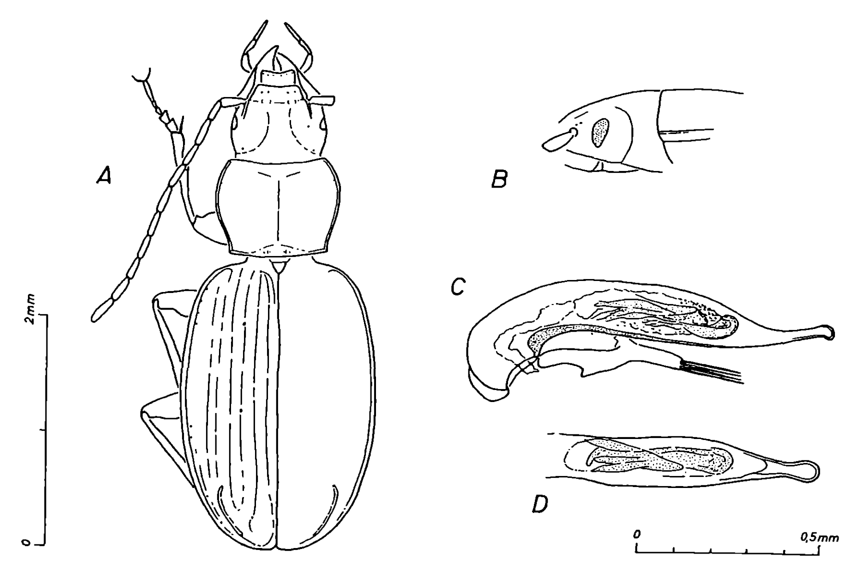


Abb. 5: *Trechus miniocultus* MACH. A Imago, B Kopf in Lateralansicht, C Penis in Lateralansicht, D Penis in Dorsalansicht (aus MACHADO, 1992).

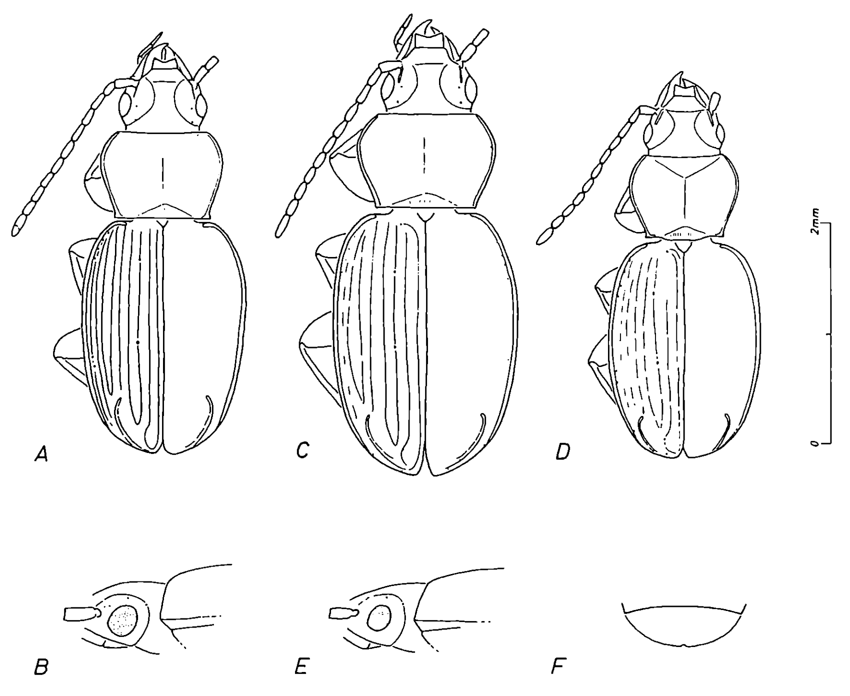


Abb. 6: *Trechus felix* WOLL., A Imago, B Kopf in Lateralansicht. *Trechus antonii* JEANNEL, C Imago, *Trechus tenoensis* ISR. & PALM. D Imago, E Kopf in Lateralansicht, F Pygidium (aus MACHADO 1992).

Wir haben versucht, noch jüngere Daten zu erlangen und haben zu diesem Zweck Gesteinsproben aus den besuchten Höhlen entnommen, um sie mittels der K/A-Methode zu datieren. Leider handelt es sich durchwegs um Proben blasiger Lava, die keine makroskopischen Mineraleinschlüsse enthält und daher für geochronologische Untersuchungen schlecht geeignet ist. Es läßt aber die stratigraphische Position der Höhlen Schlüsse auf ihr jugendliches Alter zu. Die Höhlen befinden sich in der obersten Schicht der Lavaströme, die der Vulkan Pico in seinem nördlichen Vorfeld aufgeschüttet hat (vgl. Abb. 15). Da er noch in historischer Zeit tätig war, muß den Höhlen ein sehr jugendliches Alter zukommen, das mit der K/A-Methode nicht mehr erfaßbar ist. Herr Prof. Dr. A. FRANK hatte trotzdem die Freundlichkeit, einige Proben zu untersuchen, konnte aber nur feststellen, daß sie jünger als 50 Millionen Jahre alt sind. Ich bin Herrn Prof. FRANK für seine Mühewaltung sehr zu Dank verpflichtet.

Ähnlich niedere Daten wie für Pico liegen nur noch für die benachbarten Inseln Sao Gorge und Graciosa vor (G. FERRAUD et al. 1980).

In den letzten Jahren sind in der Gruta dos Montanheiros im Norden der Insel Pico bei Curral da Queimada, Prejos/Sta. Antonia zwei *Trechus*-

Arten entdeckt worden: *Trechus picoensis* MACHADO (1988) und *Trechus montanheirorum* OROMI & BORGES (1991), die erste im Höhleninneren, die zweite im Höhleneingang. Eine dritte mit *T. picoensis* nahe verwandte Art, *T. jorgensis* OROMI & BORGES wurde von Sao Gorge, aus dem Algar das Bocas do Fogo beschrieben.

Ich habe im September 1992 eine erste Reise nach Pico unternommen, dabei den *T. picoensis* in der Gruta dos Montanheiros wiedergefunden und beschlossen, die Verbreitung der beiden *Trechus*-Arten auf Pico näher zu studieren. Wir haben im Jahre 1993 in der Zeit vom 9. bis 19. September 12 Höhlen zweimal besucht, das erste Mal zum Aussetzen, das

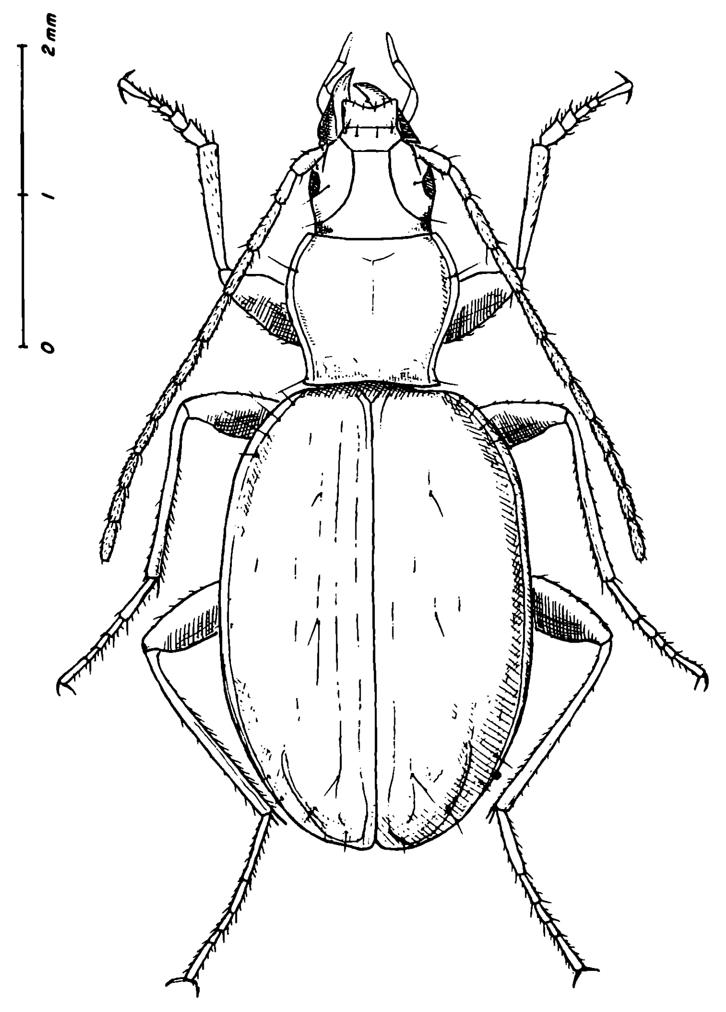


Abb. 7: *Trechus picoensis* MACHADO (aus MACHADO 1988).

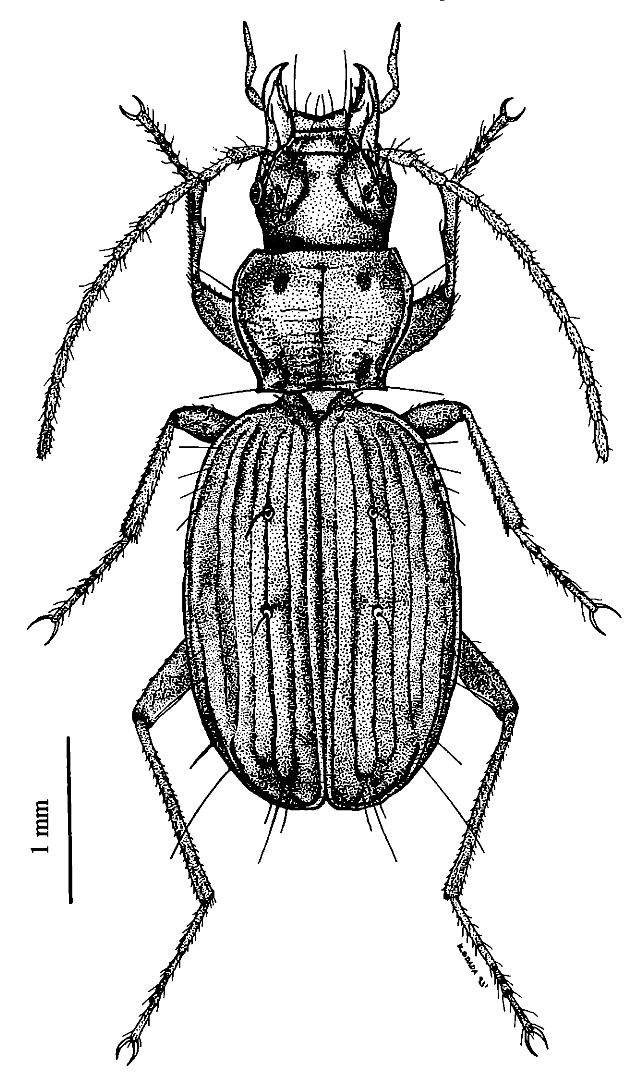


Abb. 8: *Trechus montanheirorum* OROMI & BORGES.

zweite Mal zum Einsammeln der Köderbecher. Es wurden die folgenden Höhlen besucht:

1. Gruta dos Montanheiros, Pico Norte Interior
2. Furna da Baixa, Pico Norde Litoral
3. Furna da Malha, Pico Sur Litoral
4. Furna da Frei Matias, Pico Oeste Interior
5. Furna nova, Pico Noroeste
6. Gruta do Cabeco, Pico Norte

7. Gruta dos Cogumelos, Pico Oeste
8. Gruta das Torres, Pico Oeste
9. Furna dos Vimes, Pico Sudoeste
10. Gruta dos Corticos, Pico Noroeste
11. Gruta da Miragaia, Pico Noroeste
12. Furna d'Agua, Pico Noreste

Da ich mit meinen 86 Jahren stark gehbehindert bin, konnte ich dieses Vorhaben nur verwirklichen, weil mich Frau Edith SEITNER auf meinen Reisen begleitete und im Gelände aufopfernd unterstützte, wofür ich ihr großen Dank schulde. Außerdem hat mich Herr Albino TERRA GARCIA auf den Exkursionen im September 1993 mit großer Ortskenntnis geführt und das Auslegen der Köderbecher und deren Einsammeln mit großer Sachkenntnis besorgt. Ohne diese Unterstützung wäre es unmöglich gewesen, das Forschungsprogramm durchzuführen.

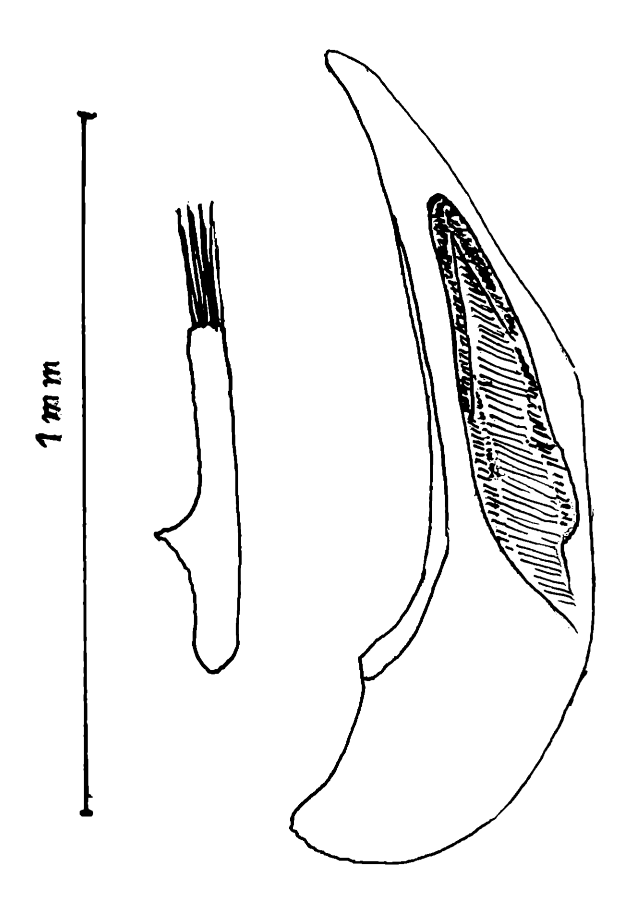


Abb. 9: *Trechus picoensis* MACH., Penis in Lateralansicht.

In den folgenden Höhlen wurden Trechus-Exemplare gefunden:

1. Furna dos Montanheiros: bei 4 Besuchen 6 *T. picoensis* und 2 *Trechus montanheirorum*

4. Furna da Frei Matias: bei 3 Besuchen 3 *T. picoensis* und 1 *T. montanheirorum*

5. Furna nova: bei 2 Besuchen 3 *T. picoensis*

9. Furna do Vimes: bei 2 Besuchen 6 *T. montanheirorum*

Trechus picoensis MACHADO (Abb. 7) fand sich nur im Inneren der Höhlen, und zwar nur im vorderen Teil, in die tieferen Teile der Höhlen scheint er noch nicht vorgedrungen zu sein. Im Grenzbereich gegen den Eingang lebt er zusammen mit *T. montanheirorum* OROMI & BORGES (Abb. 8), ohne sich mit diesem zu bastardieren. Die männlichen Kopulationsorgane der beiden Arten sind sehr verschieden: Der Penis von *T. picoensis* (Abb. 9) ist viel langgestreckter als der von *T. montanheirorum* (Abb. 10). Die Populationen aus den verschiedenen Höhlen weichen

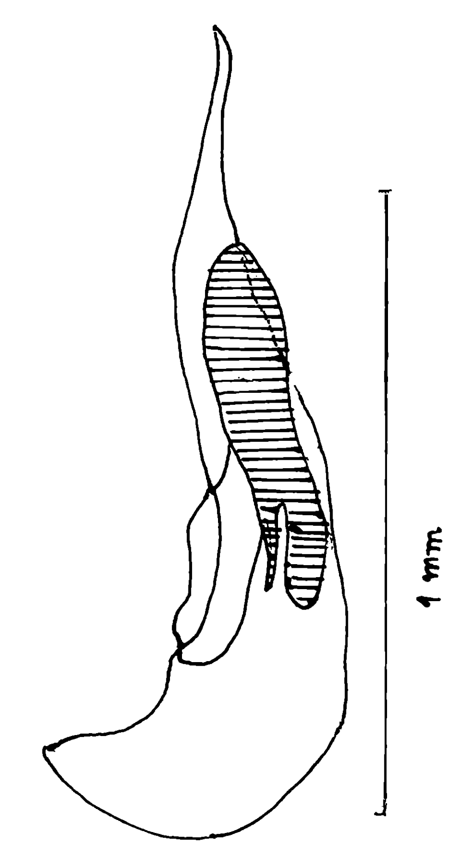


Abb. 10: *Trechus montanheirorum* OROMI & BORGES, Penis in Lateralansicht.

geringfügig voneinander ab. Die Tiere aus der Furna Nova sind etwas weniger weit entwickelt als die aus den beiden anderen Höhlen. Sie haben noch voll pigmentierte Augen, die Fühler sind ein wenig kürzer, das 3. Fühlerglied ist nicht ganz doppelt so lang wie die beiden ersten zusammen. Die Tiere aus den beiden anderen Höhlen besitzen etwas kleinere, nicht so stark pigmentierte Augen, die Fühler sind etwas länger, das 3. Fühlerglied ist ebenso lang wie die beiden ersten zusammen. *T. picoensis* ist durch stark reduzierte Augen, fehlendes Pigment und schwach verlängerte Extremitäten als deutlich, aber nur mäßig durch das Höhlenleben geprägte Art gekennzeichnet, die Tastborsten sind kaum stärker entwikkelt als bei den im Freiland lebenden Arten der Gattung.

Trechus montanheirorum OROMI & BORGES steht offenbar am Beginn der Anpassung an das Höhlenleben. Wir haben uns bemüht ihn auch im Freiland nachzuweisen, er findet sich aber nur im Bereich der Höhleneingänge, die bereits einen stark reduzierten Lichteinfall haben. Auch irgendeinen anderen *Trechus* haben wir auf Pico außerhalb der Höhlen nicht gefunden. Die Art steht im Begriff, das Körperpigment zu verlieren. Bei den meisten Exemplaren herrscht die dunkle, fast schwarze Färbung noch vor, zwischen dieser treten aber aufgehellte Flecken in wechselndem Umfang auf. Sie sind stets durch gleitende Übergänge mit der dunklen Färbung verbunden. Bei einem Paratypus, den mir BORGES freundlicherweise überlassen hat, ist die schwarze Färbung besonders stark vorherrschend, dieses Tier zeigt nur auf den Flügeldecken schwache Aufhellungen. Dagegen ist ein Exemplar, das in der Furna dos Montanheiros unter dem Stiegenabgang in die Höhle geködert wurde, fast ganz hell gefärbt, bei diesem Tier ist die Depigmentierung am weitesten von allen vorliegenden Exemplaren fortgeschritten. Abbildung 11 und 12a, b geben von dieser Variabilität im Vergleich mit *T. picoensis* eine gute Vorstellung. Bei dem Vergleich der mir vorliegenden Tiere gewinnt man den Eindruck, daß deren Pigmentierung mit der Abnahme des Lichtes von den Höhleneingängen gegen das Höhleninnere schwindet. Neben der Pigmentproduktion zeigt *T. montanheirorum* noch ein zweites wichtiges Merkmal der Einwirkung des Höhlenmilieus: die Reduktion der Augen. Diese sind zwar offenbar noch funktionsfähig, aber auffällig klein und sehr flach gewölbt, in einzelnen Fällen sind sie auch hell gefärbt, was auf Pigmentschwund hindeutet. *T. montanheirorum* steht also offenbar im Begriffe, die typischen Merkmale der Troglobionten zu entwickeln.

Unabhängig von dieser umweltgesteuerten Entwicklung treten offenbar auch Mutationen auf, die nicht durch das Höhlenleben bedingt sind. Die in verschiedenen Höhlen lebenden Populationen des *T. montanheirorum* weichen morphologisch etwas voneinander ab. Die Tiere aus der Furna do Vimes besitzen einen vor den Hinterwinkeln stark ausgeschweiften Halsschild, die Hinterwinkel sind rechtwinkelig (Abb. 13). Bei dem einzigen Exemplar, das mir aus der Furna do Frei Matias vorliegt, sind die Halsschildseiten vor den Hinterwinkeln dagegen fast gerade (Abb. 14). Die Tiere aus der Furna dos Montanheiros sind intermediär. Trotzdem gehören alle diese Tiere einer Art an, im Bau des

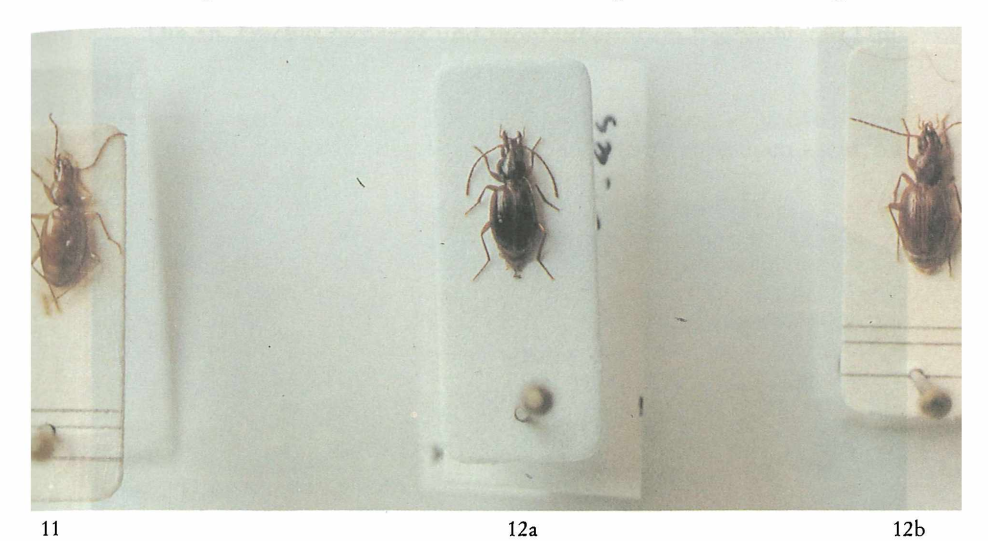


Abb. 11: *Trechus picoensis* MACHADO, alle Tiere dieser Art sind gleichmäßig depigmentiert.
Abb. 12: *Trechus montanheirorum* OROMI & BORGES, a) Beispiel eines normalen, stark pigmentierten Exemplares, b) sehr pigmentarmes Tier, das in der Furna dos Montanheiros unter dem Stiegenabgang in die Höhle gefunden wurde.

männlichen Kopulationsapparates besteht zwischen einem ♂ von der Furna de Vimes und dem mir vorliegenden Paratypus aus der Furna dos Montanheiros völlige Übereinstimmung. Die Penisabbildung, die OROMI und BORGES für *T. montanheirorum* gegeben haben, ist ungenau.

Damit bin ich am Ende der Darstellung der troglobionten Trechini angelangt. Wir haben sie von den ersten Anfängen bis zu den extremsten

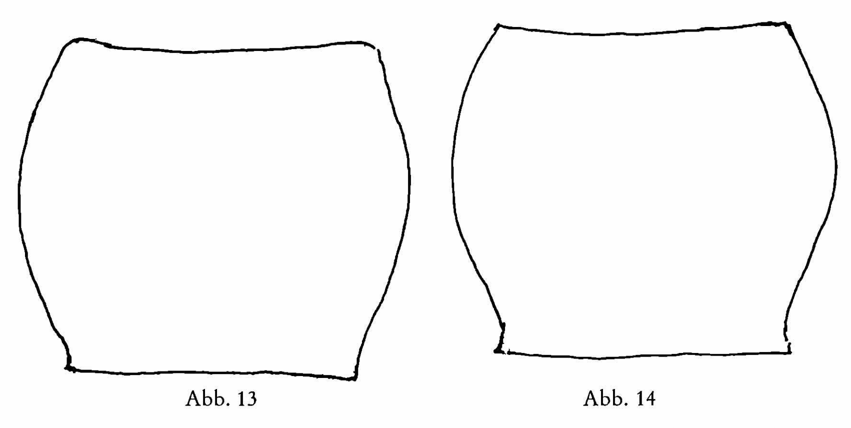


Abb. 13: *Trechus montanheirorum*, Halsschild eines Exemplares aus der Furna do Frei Mathias.
Abb. 14: *Trechus montanheirorum*, Halsschild eines Exemplares aus der Furna do Vimes.

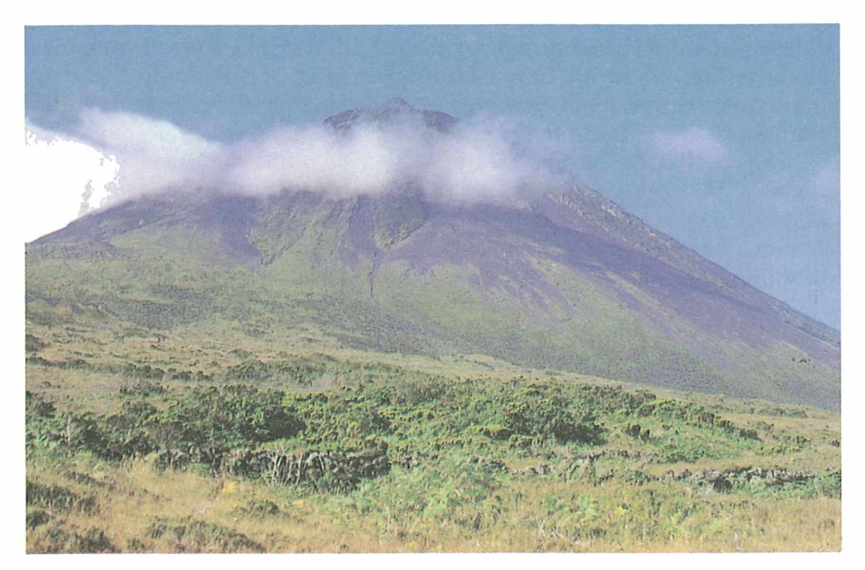


Abb. 15: Vulkan Pico mit seinem nördlichen Vorfeld, in dem sich die Furna dos Montanheiros und die Furna do Frei Matias befinden.

von den im Freiland lebenden *Trechus*-Arten am weitesten abweichenden Formen verfolgt. Der heutige Stand der taxonomischen Erforschung würde es unschwer ermöglichen, zahlreiche weitere durch das Leben in Höhlen veränderte Arten aus dem großen Formenkreis der *Trechinae* vorzuführen. Die Entwicklungstendenz ist aber bei allen dieselbe: Verlust des Körperpigmentes und der Augen, Verlängerung der Extremitäten und Tastborsten sowie des gesamten Körpers, und das alles zielgerichtet ohne Rücksicht auf die „Auswahl des Tüchtigsten", die es unbestreitbar auch gibt, die aber offenbar in der phylogenetischen Entwicklung eine untergeordnete Rolle spielt.

Abschließend stellt sich die Frage nach dem genetischen Ablauf der umweltgesteuerten Adaptation. Nach dem heutigen Stande unseres Wissens kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die Umweltadaptation der Arten in ihrem Genom verankert sein muß. Nach den vorliegenden Befunden ist der Schluß zwingend, daß das Erbgut der Troglobionten entscheidend durch die subterrane Lebensweise beeinflußt wird. Wie dies im Detail vor sich geht, erheischt weitere Forschung. Es steht aber auch jetzt schon fest, daß die Entwicklung der Organismenwelt vorwiegend nicht durch die Umverteilung des Erbgutes im Wege eines Würfelspieles mit Mutationen erfolgte, sondern ständiger gezielter Neuschöpfung von Erbmasse bedurfte, die in hohem Maße durch Adaptation an die Umwelt gesteuert wird. Dabei ist wichtig, daß die genetische Adaptation zielgerichtet in geologisch sehr kurzer Zeit ablaufen kann, viel rascher als eine dem Zufall anheimgegebene Evolution.

Die an *Trechus picoensis* und *montanheirorum* beobachteten Umweltadaptationen müssen angesichts des sehr geringen Alters der von ihnen bewohnten Höhlen in geologisch sehr kurzer Zeit vonstatten gegangen sein. Damit erscheint die Frage, wieviel Zeit zur Entfaltung der Metazoen auf der Erde erforderlich war, in einem ganz neuen Licht. Sie ist offenbar viel kürzer als bisher angenommen.

Summary

Since LAMARCK and DARWIN is known, that life on earth has developed through evolution from unicellular organisms to always higher organised multicellular plants and animals. While LAMARCK has considered environmental influences to be the motor of development, DARWIN favoured the idea that evolution generated a great variety of living beings, of which only the most vital win the struggle for existence, and this through natural selection.

It was much later that the carriers of genetic information were detected. At first O. HERTWIG realized that the cell nucleus and the chromosomes are important for hereditary transmission. Only about a half centurie later the biochemical structure of genes was detected in the giant molecules of the desoxyribonucleic acids (DNA). These are located in the double helix wich, in sexual heredity, generate a redistribution of generig information insofar as the recombination does not contain a mixture of genes but a complete set of the same.

Despite this priciple errors may occur during the redistribution of genes and cause deviations, so-called mutations. These do not appear in an "arranged" manner but at random, like in a game at dice where the most vital ones ar chosen by natural selection. From these findings the prevailing theory has developed that evolution does take place accidentally.

Mutation comprises a redistribution of hereditary factors and can lead to new combinations, new genoms. But the described redistribution is only based on a new combination of the alredy existing genes, it does not generate completely new ones. But exactly that new creations must have taken place during evolution. Otherwise, the proliferation of genetic material from a few million genes of a bacterium for instance to the about thous endfold in man, along with parallel specialisation, would not have been possible. This question still remains to by solved by genetics.

In the present paper troglobionte animals are used to prove that their hereditary adaptation to the life in caves is not accidental and by selection of the most vital, but the consequence of a linear target – oriented gradual adaptation. If, on the basis of paleontological documentation one considers that 900,000,000 years at a maximum have been available for the development of today's variety of multicellular organisms, it is very unlikely that this development had occured at random. Moreover, this development did not take place continously, but at we know today, was interrupted by cosmic disasters, such as the impact of huge asteroides. During these disasters most of the organisms together with their hole genetic information were destroyed each time. After the last big impact

phanerogams and mamals together with the most other organismes and their genetic information had to develop newly. For the development of the whole actual flora and fauna only 66,7 million years where disposable.

It can be proven that animals who live exclusively in caves and of which several thousand are known, show a special type of alteration depending on the cave environment. They have lost body pigments and eyes and, if they had it originally, also their ability to fly. In addition they dispose of extremely prolongated extremities and tactic bristles. The loss of these properties is not a favour but a disaster for animals living in the open field as it makes them prisoners of caves. These changes take place gradually and can be observed from many exemples ranging from the first signs to extreme adaptation. Species who have survived throughout the whole pleistozene as extreme relicts in deep caves in regions of the calcareous Alps which were covered by glaciers during the ice age, show extreme modifications caused by life in caves. However, in recent lava caves, one can find species with only first signs of adaptation. In the very recent lava caves of the island of Pico of the Azores, two species of ground beetles are living in caves. The one living inside the caves has no pigmentation and only very small eyes. The other one lives close to the cave entrance, in the dim light. This species shows a beginning loss of pigmentation, in the form of irregular spots, and small flat eyes. In Pico, the oldest rocks are somewhat older the 30.000 years, the caves are much younger in any case.

Alterations due to environmental factors at the organs of animals, such as the loss of eyes and pigmentation, are the consequence of their non-use which became hereditary. The findings from cave animals force to conclude that there are alterations due to environmental influence which have become hereditary and which become as stronger as the influence of the cave environment holds on. These are not accidental mutations but strictly defined adaptations caused by environmental conditions. Any such adaptation is likely to occur in organisms living outside the caves, but there it cannot be proved so easely. In any case, environmental adaptation plays a more important role in the creation of species than mutations and it takes place within much shorter time periods. This is testified by the appearence of first adaptations in inhabitants of very young caves.

Literatur

DAFFNER, H.: Die Arten der Gattung *Arctaphaenops* MEIXNER, 1925 (Coleoptera: Carabidae). Kol. Rsch. 63: 1993, 1–18.

DARWIN, Ch.: On the Origin of Species by Means of Natural Selection. London (1859), (von G. G. SIMPSON kommentierte Fassung. New York 1984).

EIGEN, M.: Stufen zum Leben. Die frühe Evolution im Visier der Molekularbiologie. München – Zürich, Verlag Piper, 1. Aufl. 1987, 2. Aufl. 1992, 311 S.

FERAUD, G., KANEOKA, I., and ALLÈGRE, C. J.: K/A ages and stress patern in the Azores: Geodynamic Implications. Earth and Planetary Science Letters 46: 1980, 275–286.

HERTWIG, O.: Allgemeine Biologie, 1920.
HOLDHAUS, K.: Die europäische Höhlenfauna in ihrer Beziehung zur Eiszeit. Zoogeographica 1, Hena 1932, 1–53.
HOLDHAUS, K.: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. zool. bot. Ges. Wien 18, 1954, 493 S., 52 Taf., 1 Karte.
JEANNEL, R.: Monographie des *Trechinae.* Monographie comparée et distribution d'Entomologie (Troisième livraison). Les *Trechinae* cavernicoles. L'Abeille, Journal d'Entomologie 35: 1928, 1–808.
LAMARCK, J.: Philosophie zoologique, 1809.
MACHADO, A.: Two new cavernicolous species of the Genus *Trechus* CLAIRV. from the Azores (Coleoptera, Carabidae). Bocagiana Nr. 119: 1988, 1–8.
MACHADO, A.: Monographia de los Carabidos de las Islas Canarias (Insecta, Coleoptera) La Laguna, 1992, 730 S.
OROMI, P., MARTIN, L., ASHMOLE, N. P., and ASHMOLE, I.: A preliminary report on the cavernicolous Fauna of the Azores. Memorias de Biospeleologia 17: 1990, 97–105.
OROMI, P., and BORGES, P. A.: New *Trechodinae* and *Trechinae* from the Azores (Col. Carabidae). Bocagiana Nr. 152, 1991, 10 S.
PREISINGER, A.: Asteroideneinschläge am Beginn erdgeschichtlicher Epochen, in: Erdgeschichtliche Katastrophen. Öffent. Vortr. 1987, 17–29. Verlag Österr. Akad. Wiss.
PREISINGER, A. und STRADNER, H.: Massenaussterben vor 66,7 Millionen Jahren. Geowissenschaften in unserer Zeit. 4, Nr. 4, 116–121.
TOLLMANN, E. u. A.: Der Sintflut-Impakt. Mitt. österr. geol. Ges. 84 (1991) 1992, 1–63.
TOLLMANN, A. und E.: Und die Sintflut gab es doch. Vom Mythos zur historischen Wahrheit. München 1993, 560 S. Verlag Droemer-Knaur.